

Architecture et tendances évolutives dans le genre *Phyllanthus* (Euphorbiaceae)

L. & M. ROSSIGNOL

Résumé : Dans le genre *Phyllanthus* un grand polymorphisme caractérise les structures morphologiques actuelles. L'analyse de celles-ci a permis de dresser un schéma de filiation comportant les diverses étapes de deux séries évolutives distinctes. Ce schéma se veut un résumé du déroulement des phénomènes qui ont eu lieu au cours du temps. Une approche expérimentale de la compréhension de mécanismes impliqués dans la phylogénèse de l'appareil végétatif de ces plantes paraît tout à fait possible.

Summary : A high polymorphism of present morphological structures characterizes the genus *Phyllanthus*. The analysis of these structures permits to set up a scheme of relation ships concerning the various stages of two distinct evolutionary lines. The scheme purports to be a summary of phenomena which occurred successively in the course of time. An experimental approach to understand mechanism implicated in the phylogeny of the vegetative apparatus of these plants seems to be quite feasible.

Line & Martial Rossignol, Université Paris-Sud, Laboratoire de Botanique II, Bât. 360, 91405 Orsay Cedex, France.

I. INTRODUCTION

Le genre *Phyllanthus* s'est révélé particulièrement intéressant pour illustrer, chez les végétaux supérieurs, les divers niveaux d'expression du polymorphisme. Celui-ci peut, en effet, se traduire dans l'ensemble du genre au niveau de l'analyse des structures morphologiques et des numérations chromosomiques (BANCILHON, 1971 ; G. MANGENOT et al., 1977). Il se traduit également au niveau de différentes unités systématiques et particulièrement de « l'espèce » qui peut s'avérer être en pleine évolution : par exemple chez les complexes *odontadenius* (TRAN-HA & BANCILHON, 1976 ; TRAN-HA et al., 1976 ; BRUNEL & ROUX, 1981a, 1984) et *urinaria* (HAÏCOUR, 1983, 1984a, b ; L. ROSSIGNOL et al., 1984). Chez l'individu, on le trouve également au niveau de ses diverses parties (BANCILHON, 1969) jusqu'à l'échelon intracellulaire, voire même moléculaire.

Le but de cet article est de décrire, dans la construction des *Phyllanthus*, la diversité des structures morphologiques actuelles. L'enchaînement de celles-ci conduira à distinguer dans l'architecture du genre les tendances évolutives que nous y avons reconnues. Nous pensons qu'elles permettent très vraisemblablement de concrétiser le déroulement de certaines étapes de l'histoire de ces végétaux.

II. PRÉSENTATION DU MATÉRIEL VÉGÉTAL

Le genre *Phyllanthus* est essentiellement pantropical, comprenant des taxons propres à tous les continents (africain, asiatique, australien ou américain) ainsi que de remarquables endémiques insulaires (surtout à Madagascar, Cuba, Nouvelle-Calédonie).

Il est numériquement l'un des plus importants de la vaste famille des Euphorbiacées, avec plus de 700 espèces.

Celles-ci présentent des types biologiques très variés appartenant à presque toute la gamme définie par RAUNKIAER : phanérophytes (petits arbres, arbustes pouvant être lianescents, arbrisseaux, grandes herbes pérennes) ; chaméphytes (ligneux ou herbacés) sûrement très nombreux ; quelques hémicryptophytes assez exceptionnels (*P. rouxii* Brunel, BRUNEL, 1980) ; et relativement peu de thérophytes indiscutables (qui achèvent obligatoirement leur cycle en moins d'un an). Concernant l'adaptation à la vie aquatique, plusieurs espèces peuvent vivre dans des stations inondables et supporter une immersion partielle. Cependant deux d'entre elles seulement, *P. leonardianus* Lis. Mal. & Sym. (Afrique centrale) et *P. fluitans* Benth. ex Muell. Arg. (Amérique du Sud tropicale) sont mentionnées comme étant des hydrophytes stricts (LISOWSKI et al., 1974 ; RAYNAL-ROQUES, 1981).

La distinction entre ligneux et herbacés, évidente lorsqu'il s'agit d'espèces complètement ligneuses ou de thérophytes entièrement herbacés, n'est pas toujours aussi aisée car il existe de nombreuses situations intermédiaires entre ces deux catégories de plantes. Les ligneux, dans l'ensemble du genre, sont indiscutablement très majoritaires. Cette donnée est apportée par la consultation de diverses flores (Asie tropicale, Malaisie, Australie, Nouvelle-Calédonie, Madagascar, Caraïbes, Amérique et Afrique tropicales) (G. MANGENOT et al., 1977).

Le polymorphisme du genre porte aussi sur des traits morphologiques du système aérien : structure de l'appareil caulinaire et floral (caractéristiques de la fleur et de ses diverses parties, du fruit et de la graine, parfois de l'inflorescence).

Sans négliger l'étude sur matériel d'herbier que nous avons réalisée au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris et les renseignements apportés par ceux qui ont travaillé sur la classification de ce genre (en particulier PAX & HOFFMANN, 1931 ; WEBSTER, 1956-58 ; BRUNEL, 1975 ; AIRY SHAW, 1980 ; SMITH, 1981 ; BRUNEL & ROUX, 1981a et b, 1984, 1985), notre apport dans l'analyse du polymorphisme au niveau de l'ensemble du groupe est dû, pour une large part, à notre souci d'effectuer, autant que faire se pouvait, nos observations sur du matériel vivant. 79 espèces ont servi de matériel de base. Des observations ont pu être faites directement dans la nature, mais la partie la plus importante de notre travail a été réalisée sur du matériel cultivé dans des serres tropicalisées du laboratoire de Morphogénèse végétale expérimentale et en général issu de graines, plus rarement de boutures. Pour certains *Phyllanthus* ayant une existence limitée (les thérophytes tout spécialement), et ce, afin de conserver notre matériel, nous avons dû procéder périodiquement (environ tous les mois) à une multiplication végétative. On prélève des portions d'axes que l'on fait raciner dans un récipient en verre rempli d'eau. On obtient ainsi un clone que l'on est arrivé à

maintenir, en particulier pour les espèces thérophytiques en notre possession, pendant plusieurs années.

L'échantillon des 79 espèces que nous avons étudiées, comprenant 42 ligneux et 37 herbacés, n'est pas représentatif de l'ensemble du genre ; il est surchargé en herbacés. Cela est lié essentiellement au fait qu'il est plus facile de récolter, dans la nature, les graines d'une herbacée rudérale que celles d'un *Phyllanthus* ligneux.

La grande prépondérance des ligneux est cependant mise en évidence dans notre échantillon par l'indication suivante : les espèces recueillies appartiennent à 21 des 30 sections distinguées par WEBSTER (1956-1958) ; or, parmi ces 21 sections, 14 sont exclusivement composées de ligneux, 2 autres comprennent à la fois des ligneux et des herbacés et 5 sections seulement ne rassemblent que des herbacés.

III. ARCHITECTURE : DIVERSITÉ ET TENDANCES ÉVOLUTIVES

WEBSTER (1956) en se basant sur l'examen des *Phyllanthus* des West-Indies avait reconnu, dans le genre, quatre classes correspondant aux 4 types architecturaux aériens suivants :

— Une architecture primitive « non spécialisée », dans laquelle tous les rameaux sont équivalents et portent, suivant une phyllotaxie spiralée (type I), ou distique (type II), des feuilles assimilatrices toutes semblables et des fleurs (sous-genre *Isocladius*) ; entre ces deux types existent d'ailleurs des termes de transition.

— Une architecture évoluée (type IV) dans laquelle l'appareil caulinaire est différencié en rameaux longs, dressés, à croissance indéfinie, portant des feuilles réduites à des écailles (« cataphylles ») et, à l'aisselle de celles-ci, des rameaux courts, horizontaux, à phyllotaxie distique, qui peuvent abriter des fleurs. Ces deux types d'axes caractérisent le « port phyllanthoïde » commun, avec des modulations variées, à la plupart des *Phyllanthus*.

— Enfin, entre les types I et II, d'une part, et le type IV, d'autre part, WEBSTER distingue une architecture intermédiaire (type III : sous-genre *Botryanthus*) dans laquelle existe déjà une différenciation en rameaux principaux dressés et rameaux latéraux florifères mais ces derniers ont, à leur émission, une phyllotaxie spiralée, précédant l'installation plus ou moins rapide de la phyllotaxie distique, et peuvent porter des ramifications parfois aux mêmes aisselles que les fleurs.

Pour préciser ces données et essayer d'en dégager les principales tendances, nous avons suivi une démarche qui se distingue de celle de WEBSTER plus spécialement en deux points.

Tout d'abord, nous avons surtout pris pour références les structures morphologiques des *Phyllanthus* de notre collection qui sont des espèces différentes pour la plupart de celles utilisées par WEBSTER.

Ensuite, l'observation de l'appareil végétatif aérien de certains *Phyllanthus* (tels que *P. odontadenius* Muell. Arg., Pl. 3, C), appartenant au type IV de WEBSTER, laisse apparaître, à l'évidence, une construction à partir de deux types d'axes bien distincts : les uns, dressés, à phyllotaxie rayonnante — les axes orthotropes (AO) —, les autres, produits par eux, sub-

horizontaux et à phyllotaxie distique — les *axes plagiotropes* (RP) —. Or ces derniers, par leur croissance limitée, leur caducité, et leurs deux rangées de feuilles étalées dans un même plan, rappellent à s'y méprendre des feuilles composées (« *rameaux phyllomorphes* »). Cette structure singulière, au demeurant mieux adaptée pour l'assimilation chlorophyllienne qu'un axe dressé, peut être interprétée comme une étape d'un phénomène de bilatéralisation, si bien mis en évidence par EMBERGER (1960, 1971) dans l'évolution au cours des temps géologiques de la structure des végétaux vasculaires de tous les groupes systématiques. Une feuille, les documents fossiles le montrent, est le point d'aboutissement de ces processus de foliarisation.

La prise en compte de ces données nous a permis de mettre en évidence, dans l'architecture aérienne du genre *Phyllanthus*, des espèces présentant des structures qui, curieusement et avec diverses modalités, marquent les étapes d'une telle évolution (Pl. 1).

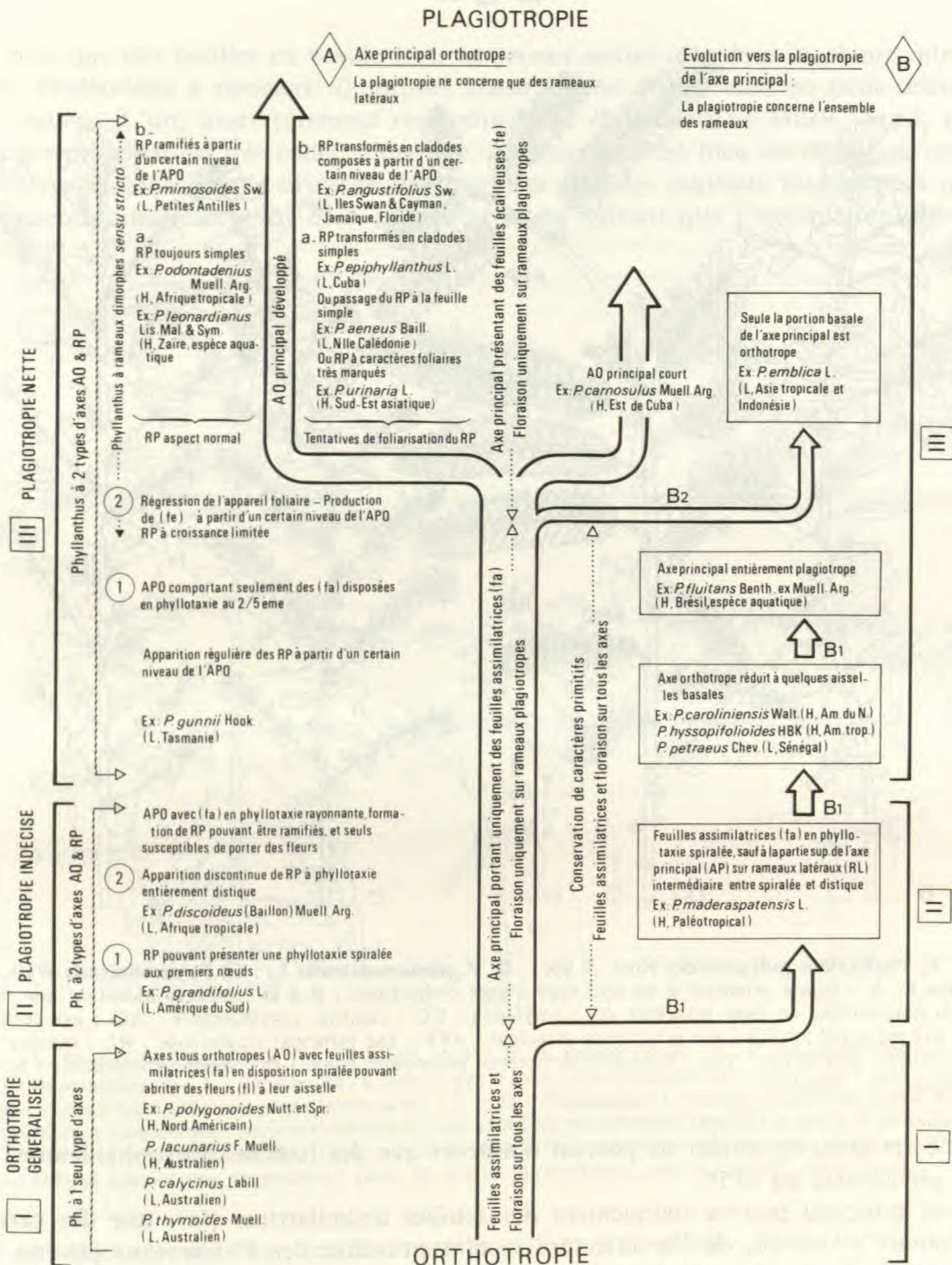
Il existe, en effet, des *Phyllanthus* à rameaux semblables (*Phyllanthus* à un seul type d'axes), tous orthotropes (AO), avec feuilles assimilatrices (fa) pouvant abriter des fleurs (fl) à leur aisselle. C'est le cas aussi bien de ligneux (*P. calycinus* Labill. ou *P. thymoides* Muell. Arg. par exemple) que d'herbacés comme *P. polygonoides* Nutt. & Spr. (Pl. 2, A) ou de *P. lacunarius* F. Muell. Ce sont les *Phyllanthus* présentant le niveau le plus primitif d'organisation (niveau I, Pl. 1), sur lesquels les phénomènes de bilatéralisation, de foliarisation n'ont pas eu de prise.

A partir de structures de ce type, ces processus sont intervenus manifestement de deux façons différentes déterminant deux grandes séries évolutives. Dans un cas, A, ils intéressent seulement des axes latéraux, la plante conservant des axes à structure entièrement orthotrope (l'axe principal notamment) ; dans un autre, B, tous les axes sont touchés plus ou moins tôt par la bilatéralisation (Pl. 1).

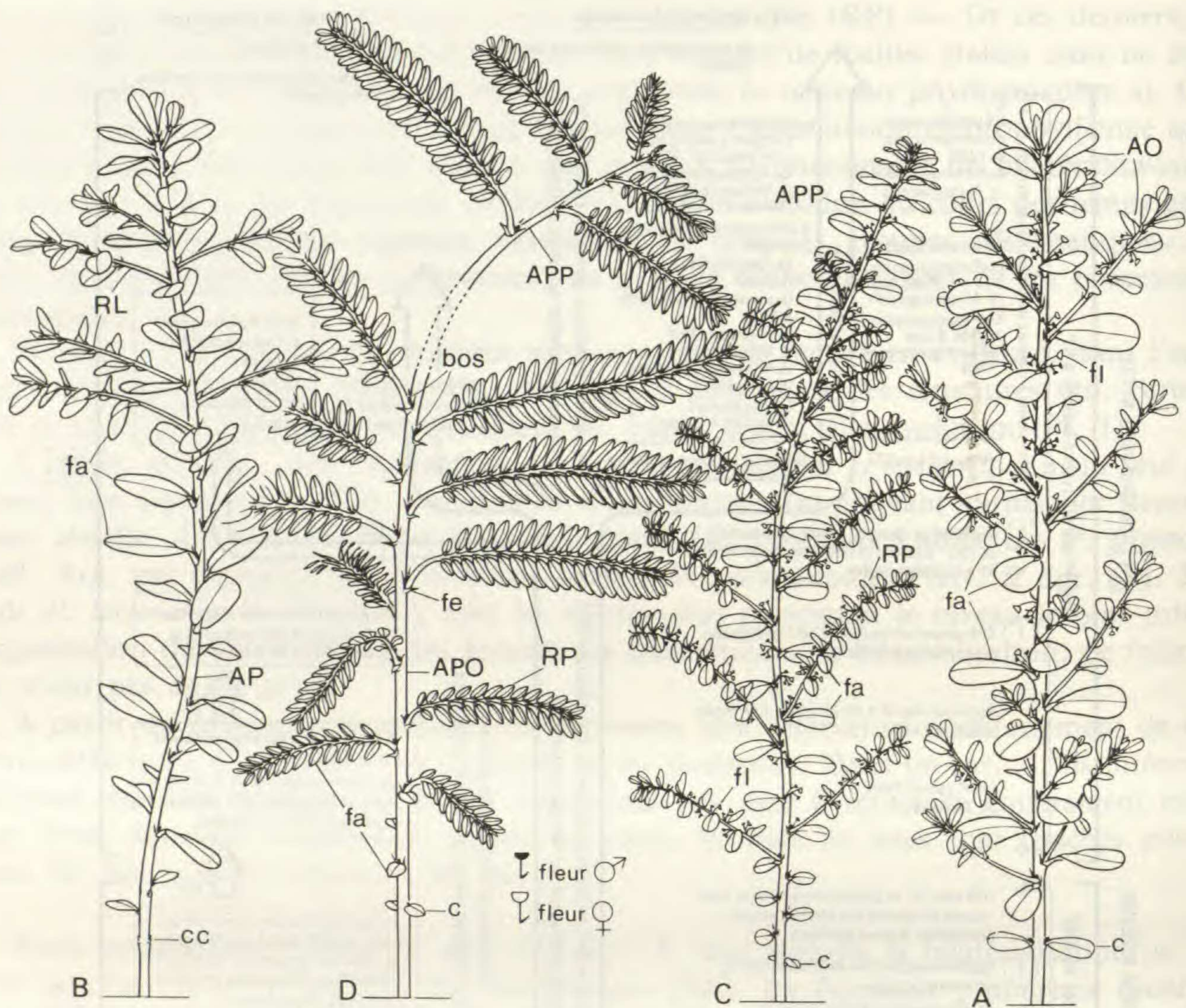
Nous envisageons d'abord la série évolutive A chez laquelle la bilatéralisation ne concerne que des rameaux latéraux dits plagiotropes (RP). La floraison y intéresse exclusivement des axes de ce type. Chez certaines espèces, proches sous ce rapport de formes primitives, ces axes plagiotropes peuvent présenter encore une phyllotaxie spiralée à leur base (*P. grandifolius* L.), ou bien leur position sur la tige orthotrope peut ne pas être très bien définie (*P. discoideus* (Baill.) Muell. Arg., Pl. 3, A). De plus, leur croissance n'est pas limitée et ils sont souvent ramifiés. Dans le même temps, l'axe orthotrope principal (APO) conserve durant toute sa morphogenèse des feuilles chlorophylliennes (fa) disposées en phyllotaxie rayonnante et pourvues toujours au moins d'un bourgeon orthotrope latent (bos). Ces espèces font partie d'un niveau plus évolué d'organisation, le niveau II (II 1 et II 2) qui, par rapport au niveau I, inclut des *Phyllanthus* pourvus de deux types d'axes : axes orthotropes (AO) et rameaux plagiotropes (RP) avec, pour ces derniers, une plagiotropie encore souvent indécise.

La structure de *P. gunnii* Hook., par exemple (Pl. 3, B), marque une nouvelle étape qui nous permet d'accéder au niveau III d'organisation, caractérisé par une différenciation encore plus poussée entre les deux types d'axes puisque la plagiotropie est désormais toujours nettement acquise.

Chez les *Phyllanthus* possédant la structure de *P. gunnii* (niveau III 1), les rameaux plagiotropes (RP), toujours à développement important, apparaissent maintenant régulièrement à toutes les aisselles de l'axe orthotrope principal (AOP) (ceci à partir d'un certain



Pl. 1. — **Tendances évolutives dans le genre *Phyllanthus* :** **A**, tendance évolutive où l'évolution vers la plagiotropie ne concerne que des rameaux latéraux, l'axe principal restant toujours orthotrope ; **B**, tendance évolutive où l'axe principal est lui aussi $\pm$ touché par la plagiotropie qui tend à se généraliser sur tous les axes ; **I**, **II**, **III**, différents niveaux d'organisation observés. Le niveau I correspond aux *Phyllanthus* de type primitif à un seul type d'axes. Ensuite, deux autres niveaux comportant chacun deux types d'axes, peuvent être notés, sur chacune des deux tendances évolutives A ou B, suivant que la plagiotropie est encore indécise (niveau II) ou absolument nette (niveau III). Au niveau III la tendance évolutive A se subdivise en deux cas de figures. (L : ligneux ; H : herbacé ; AO : axe orthotrope ; AP : axe principal ; RL : rameau latéral ; APO : axe orthotrope principal ; RP : rameau plagiotrope ; fa : feuille assimilatrice ; fe : feuille écailleuse ; fl : fleurs).

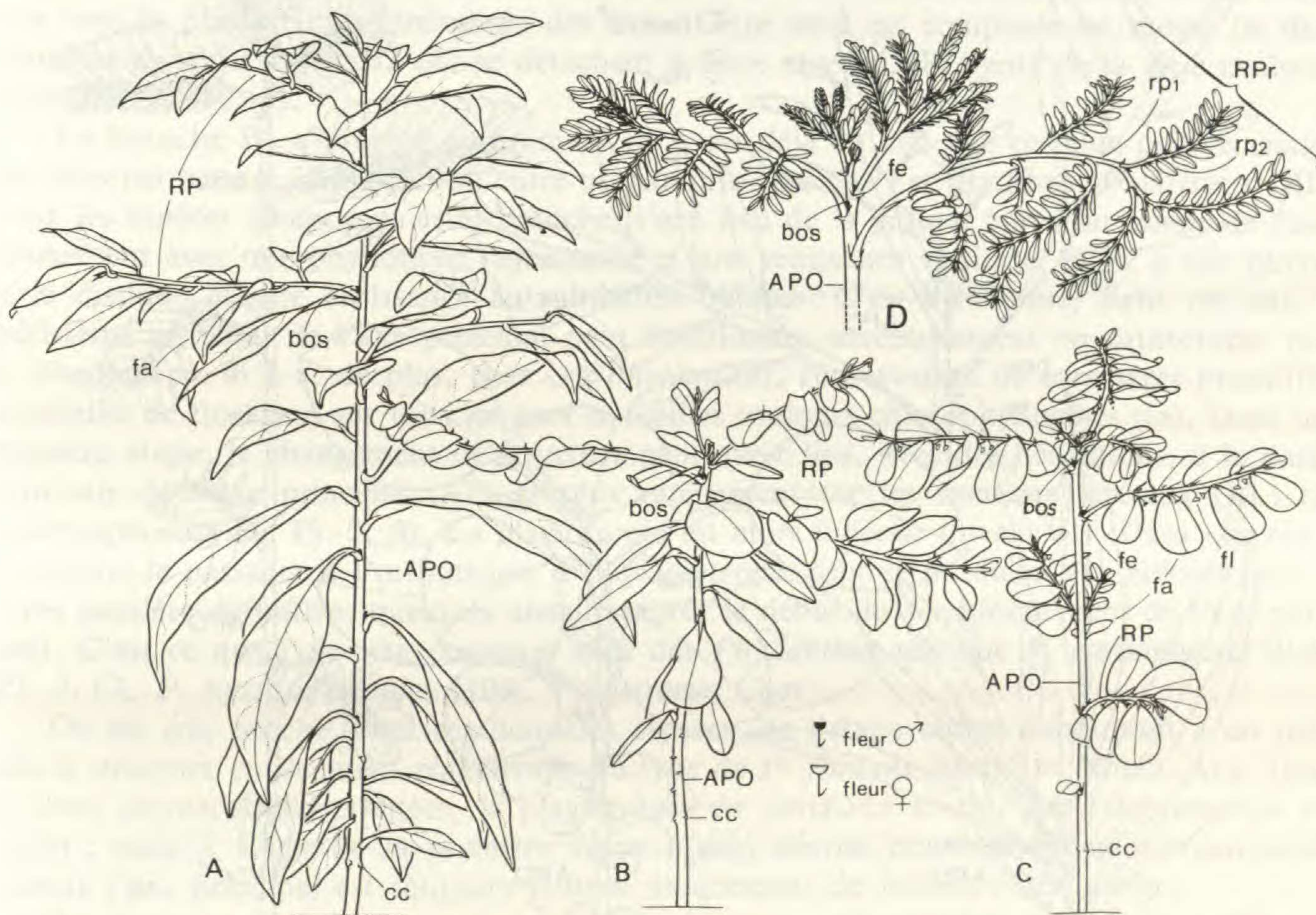


Pl. 2. — A, *Phyllanthus polygonoides* Nutt. & Spr. ; B, *P. maderaspatensis* L. ; C, *P. caroliniensis* Walt. ; D, *P. emblica* L. A : espèce primitive à un seul type d'axes orthotropes ; B à D : espèces montrant une évolution vers la plagiotropie de l'axe principal. (C : cotylédon ; CC : cicatrice cotylédonaire ; AO : axe orthotrope ; AP : axe principal ; APO : axe orthotrope principal ; APP : axe principal plagiotrope ; RL : rameau latéral ; RP : rameau plagiotrope ; bos : bourgeon orthotrope secondaire latent ; fa : feuille assimilatrice ; fe : feuille écailleuse ; fl : fleur).

niveau de cet axe), ce dernier ne portant d'ailleurs que des feuilles chlorophylliennes, disposées en phyllotaxie au $2/5^e$.

L'axe principal pourvu uniquement des feuilles assimilatrices (fa), une des caractéristiques, nous l'avons vu, de l'architecture la plus primitive des *Phyllanthus* (niveau I), qui s'était conservée dans la série évolutive A, durant toutes les étapes jusqu'à présent envisagées, disparaît enfin dans l'étape ultérieure que nous allons décrire et qui correspond au niveau III 2. Cette étape représente le type d'organisation à la fois le plus évolué et le plus représenté dans le genre. Elle comprend une grande diversité de structures morphologiques qui ont toutes en commun le fait que les axes plagiotropes (RP), plus souvent non ramifiés, outre qu'ils sont les seuls à porter les fleurs (fl), ont toujours une croissance limitée ; ils sont produits par un axe orthotrope principal (APO) qui, à partir d'un certain niveau, ne

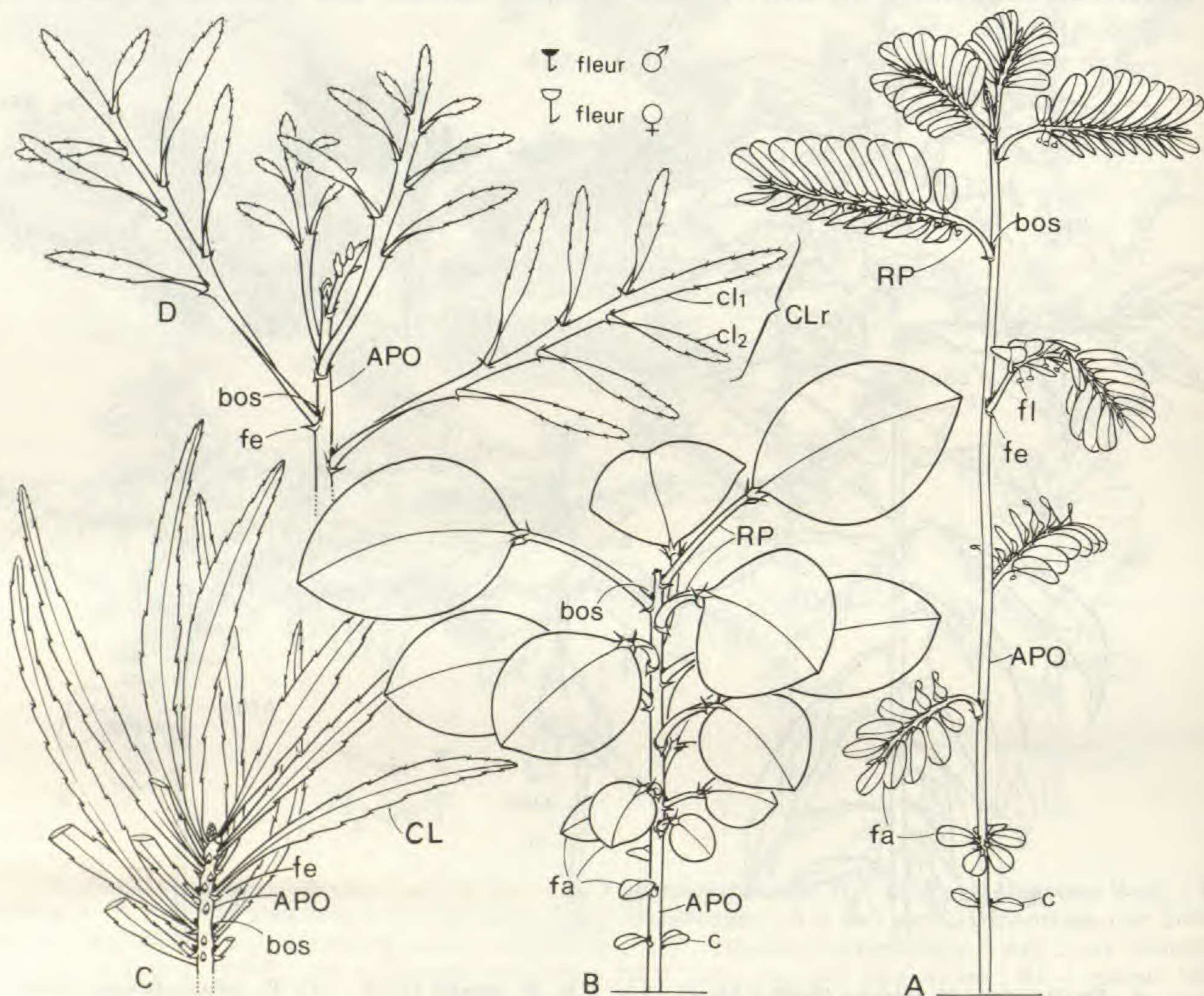
forme plus que des feuilles en écaille (fe), ne jouant aucun rôle dans la photosynthèse. Ce sont les *Phyllanthus* à rameaux dimorphes *sensu stricto*. Parmi eux, on peut relever deux cas de figures. L'un, assez rarement rencontré (type *P. carnosulus* Muell. Arg.), où l'axe orthotrope principal est très court, alors que, en général, il est bien développé. C'est là que l'on observe la plus grande diversité de structures chez les rameaux plagiotropes que l'on peut classer arbitrairement en deux grands groupes, suivant que l'assimilation chlorophyl-



Pl. 3. — A, *Phyllanthus discoideus* (Baill.) Muell. Arg. ; B, *P. gunnii* Hook. ; C, *P. odontadenius* Muell. Arg. ; D, *P. mimosoides* Sw. A : *Phyllanthus* à deux types d'axes mais à plagiotropie indéfinie ; B à D : *Phyllanthus* à deux types d'axes avec une plagiotropie nette ; C et D : *Phyllanthus* à rameaux dimorphes *sensu stricto* mais avec rameaux plagiotropes toujours simples (C) ou rameaux plagiotropes ramifiés à partir d'un certain niveau de l'axe orthotrope principal (D). (RPr : rameau plagiotrope ramifié ; rp1 : rameau plagiotrope primaire ; rp2 : rameau plagiotrope secondaire ; pour les autres abréviations, voir la légende de la Pl. 2).

lienne est assumée par des feuilles normales d'un axe simple (type *P. odontadenius*, Pl. 3, C, RP) ou quelquefois ramifié (type *P. mimosoides* Sw., Pl. 3, D, RPr) ou bien qu'elle est dévolue à l'axe lui-même, cladodifié, mais ne portant plus que des feuilles écailles. Dans le premier de ces groupes, chez certaines espèces, la bilatéralisation de l'axe se marque au niveau anatomique ; par exemple, le rameau plagiotrope de *P. urinaria* L. (Pl. 4, A) présente un système vasculaire bilatéral comme un rachis et reproduit une feuille composée. Il en est de même chez *P. aeneus* Baill. (BANCILHON, 1972) où, en outre, certains rameaux portent une feuille unique en terminaison de l'axe, de telle sorte que celui-ci fait

tout à fait figure de pétiole portant un limbe (Pl. 4, B). On pourrait attribuer la valeur morphologique de feuille simple au rameau plagiotrope (RP) de *P. aeneus*, de feuille composée au rameau plagiotrope (RP) de *P. urinaria* (d'autant que celui-ci présente, comme certaines feuilles dans d'autres groupes systématiques, des réactions de sensibilité conduisant à des positions de sommeil), s'ils n'étaient pas à l'aisselle d'une feuille (fe), il est vrai par-



Pl. 4. — A, *Phyllanthus urinaria* L. ; B, *P. aeneus* Baill. ; C, *P. epiphyllanthus* L. ; D, *P. angustifolius* Sw. A à D : diverses tentatives de foliarisation de rameaux plagiotropes chez des *Phyllanthus* à rameaux dimorphes *sensu stricto*. (CL : cladode ; CLr : cladode composé ; cl1 : cladode primaire ; cl2 : cladode secondaire ; pour les autres abréviations, voir la légende de la Pl. 2).

fois très réduite, et s'ils ne portaient pas les fleurs. Mais on connaît des *Phyllanthus* (*P. muellerianus* (O. Ktze.) Exell, par exemple) produisant des rameaux courts issus du développement des bourgeons axillaires latents (bos), où existent deux types de ramifications plagiotropes, les unes mimant des feuilles composées jusque dans la présence à leur base d'un renflement correspondant à la zone d'abscission, mais néanmoins dont l'anatomie est à symétrie axiale, les autres seules florifères sur la plante et à feuilles réduites.

Dans le deuxième groupe, les rameaux plagiotropes sont devenus des cladodes. Ce sont eux les sites de la photosynthèse, toutes les feuilles de l'axe orthotrope principal et des

rameaux plagiotropes étant réduites à des écailles (fe), excepté dans les premiers stades du développement de ces végétaux. Ces cladodes peuvent être le plus souvent simples (*P. epiphyllanthus* L., Pl. 4, C) ou composés au moins à partir d'un certain rang sur l'axe orthotrope (*P. angustifolius* Sw., Pl. 4, D, CLr).

Reste à considérer maintenant la série évolutive B dans laquelle les processus de foliarisation, intervenant plus ou moins tôt sur l'ensemble des rameaux, conduisent à une évolution vers la plagiotropie généralisée des axes. Cette série est composée au moins de deux branches appelées B1 et B2 qui se détachent à deux niveaux différents de la série évolutive principale A (Pl. 1).

La branche B1 a divergé au moment où avait déjà eu lieu une certaine différenciation des axes permettant la distinction entre un axe principal (AP) et des rameaux latéraux (RL). Pour les espèces composant cette branche, l'axe issu de la graine, après un temps de fonctionnement avec une phyllotaxie rayonnante et une croissance verticale, passe à une phyllotaxie distique et une croissance au minimum oblique. C'est-à-dire que, dans ces cas, le méristème terminal de l'axe principal peut fonctionner successivement en orthotrope, puis en plagiotrope. Il y a, de plus, chez ces *Phyllanthus*, conservation de caractères primitifs : possibilité de floraison sur tous les axes et feuilles toujours chlorophylliennes (fa). Dans une première étape, le changement de structure peut avoir lieu, avec des hésitations, à la partie terminale de l'axe principal (AP) et plus rapidement sur les rameaux latéraux (RL) (*P. maderaspatensis* L., Pl. 2, B). La plagiotropie est alors indécise (niveau II). Dans une étape ultérieure, le passage de l'orthotropie à la plagiotropie peut se produire très précocement et d'une manière définitive, quelques aisselles après le début du fonctionnement de l'axe principal. C'est ce que l'on peut constater chez des *Phyllanthus* tels que *P. caroliniensis* Walt. (Pl. 2, C), *P. hyssopifolioides* HBK, *P. petraeus* Chev.

On est très proche, chez ces dernières espèces, de l'étape ultime conduisant à un individu à structure entièrement plagiotrope du type de *P. fluitans* Benth. ex Muell. Arg. Dans les deux dernières étapes citées, la plagiotropie est nette. Le niveau III d'organisation est atteint ; mais il s'agit de la première étape 1 déjà décrite pour ce niveau d'organisation puisque l'axe principal est toujours pourvu uniquement de feuilles assimilatrices.

On doit mettre à une place à part le type de construction rencontré chez *P. emblica* L. (Pl. 2, D) qui représente pour nous la branche B2. Celle-ci se détache de la série évolutive A plus tardivement que la branche B1 et à un niveau plus avancé d'organisation qui correspond cette fois-ci à l'étape 2 du niveau III. Chez ce *Phyllanthus*, en effet, le passage de l'orthotropie (APO) à la plagiotropie (APP) (port oblique et phyllotaxie distique) survient assez tardivement sur un axe principal qui, après quelques aisselles, ne forme plus que des feuilles écailleuses (fe), les feuilles assimilatrices (fa) étant pour l'essentiel portées par des axes secondaires, typiquement plagiotropes (RP).

IV. CONCLUSIONS ET DISCUSSION

En premier lieu, quelle correspondance peut-on établir entre les 4 types architecturaux définis par WEBSTER et les niveaux d'organisation (Pl. 1) que nous avons reconnus dans la construction des *Phyllanthus* ?

Notre analyse nous a amenés à adopter le même point de départ que cet auteur, c'est-à-dire que le niveau d'organisation I le plus primitif est en concordance exacte avec le type I de WEBSTER.

Le type II de WEBSTER rassemble des *Phyllanthus* qui font partie de la branche B1 de la série évolutive B, à l'exception toutefois de ceux de la première étape tels que *P. maderaspatensis* qui constituent pour cet auteur des structures de transition entre les types I et II.

Le type III de WEBSTER correspond aux espèces présentant le niveau d'organisation II et la première étape 1 du niveau III de la série évolutive principale A.

Quant au type IV de WEBSTER qui rassemble la majorité des *Phyllanthus*, il comprend toutes les espèces de la deuxième étape 2 du niveau III de la série évolutive A et la branche B2 de la série évolutive B.

On se rend compte que le schéma de filiation des structures que nous avons dressé est en accord avec le classement établi par WEBSTER à la différence près que ce dernier n'a pas distingué les deux modalités différentes d'acquisition de la plagiotropie qui constituent les deux tendances évolutives A et B mises en évidence.

Il est intéressant de mentionner que certains des modes de croissance observés par nous chez les *Phyllanthus* (Pl. 1) coïncident avec certains des « modèles » définis par HALLÉ et appliqués par HALLÉ, OLDEMAN & TOMLINSON (1978) aux arbres tropicaux. Ainsi, les espèces les plus primitives (niveau I), pourvues uniquement d'axes orthotropes, sont construites selon le *modèle d'Attims*. Les *Phyllanthus* de la série évolutive A comprenant deux types d'axes bien distincts obéissent au *modèle de Roux* (si la plagiotropie est encore indécise, niveau II) ou au *modèle de Cook* (si la plagiotropie est nette et s'il y a eu régression de l'appareil foliaire sur l'axe orthotrope principal, niveau III 2). Ceux faisant partie des deux dernières étapes de la branche B2 dont l'axe principal passe très tôt de l'orthotropie à la plagiotropie correspondent au *modèle de Troll*.

Les structures morphologiques de la planche 1 qui ne répondent pas exactement à un modèle précis peuvent tout de même être rattachées à l'un d'entre eux. Ainsi les espèces construites comme *P. maderaspatensis* (1^{re} étape de B1), *P. emblica* (B2) ou *P. gunnii* (III 1, série A) peuvent être interprétées comme des termes de transition pouvant faire passage soit au modèle de Troll, soit, pour le dernier *Phyllanthus* cité, au modèle de Cook (BRUNEL, 1975).

Il est bien évident, pour nous, qu'il n'est pas question, dans l'« arbre phylogénétique » que nous avons tracé, de représenter des filiations entre les espèces actuellement existantes qui y sont mentionnées. Il s'agit uniquement de successions vraisemblables, au cours du temps, de structures morphologiques dont les espèces citées sont actuellement porteuses.

Cette remarque est d'autant plus nécessaire que nous avons été conduits à mélanger, indifféremment, dans notre schéma de filiation (Pl. 1), plantes ligneuses et herbacées. Toutes sont arrivées actuellement à matérialiser le phénomène de foliarisation. Mais ce sont tout de même les *Phyllanthus* ligneux et, par eux, ceux qui sont endémiques insulaires de surcroît, qui exhibent les structures de rameaux plagiotropes les plus originales sous ce rapport : pseudo-feuille simple chez *P. aeneus*, simple et peltée chez *P. peltatus* Guill., cladodes chez les *Xylophylla*, par exemple. Tout se passe comme si l'existence de ces structures singulières avait été révélée, à la faveur d'un isolement très ancien, permettant l'expression de potentialités évolutives particulières.

Notons aussi que la condition ligneuse est très générale dans le genre *Phyllanthus* et

l'état herbacé peu fréquent ; que les ligneux affirment leur prépondérance dans des biotopes naturels alors que les herbacées abondent dans des milieux anthropiques, variés et instables.

Le problème des relations phylogénétiques entre ces deux groupes est donc posé mais il faut tenir compte dans ce domaine de la très forte présomption d'antériorité phylogénétique des ligneux sur les herbacés, notion généralement admise chez les Angiospermes et qui se dégage aussi dans le genre *Phyllanthus* (G. MANGENOT et al., 1977).

D'autres considérations peuvent être apportées par l'étude de ce genre.

L'analyse des structures et l'enchaînement phylogénétique vraisemblable de celles-ci apporte une confirmation nouvelle, nous semble-t-il, aux conclusions émises par EMBERGER (1960) concernant la généralité des phénomènes de foliarisation chez l'appareil végétatif aérien des plantes supérieures. Existe-t-il, chez les Phanérogames, d'autres genres où on puisse ainsi avoir, en quelque sorte, sous la main, des séries de structures illustrant le phénomène évolutif dans la diversité des modalités de son cheminement conduisant à la bilatéralisation ? Peut-être, sous certains aspects, peut-on rapprocher ces faits de ceux observés chez des Sélaginelles (NOZERAN & ESPAGNAC, 1975) avec cette différence que, chez ces plantes, le système souterrain est, lui aussi, impliqué.

La simple observation de l'« arbre phylogénétique » (Pl. 1) laisse apparaître que certains types de structures représentent apparemment des « culs de sac » de l'évolution (en particulier parmi les *Phyllanthus* de la série B) alors que les structures de la série A constituent les plus favorisées de l'évolution, pouvant répondre aux appels d'exigences écologiques plus diverses. Elles nous paraissent être encore susceptibles de donner naissance à de nouvelles constructions morphologiques.

L'analyse, chez quelques espèces de *Phyllanthus* à rameaux dimorphes bien tranchés (appartenant au niveau d'organisation III 2, BANCILHON, 1969), des phénomènes qui concernent l'individu et qui déterminent le « mouvement » morphogénétique de celui-ci, peut nous éclairer sur des processus qui sont intervenus à certains niveaux de la phylogenèse de l'appareil végétatif de ce genre. On a montré, en effet, que le méristème de l'axe orthotrope a un rôle organisateur ; il détermine, sur les ébauches d'axes, mises en place à la suite de son fonctionnement, une orientation vers une morphogenèse plagiotrope. Suivant le stade atteint par ces ébauches, c'est-à-dire suivant le temps d'exposition plus ou moins long à l'action organisatrice, on peut obtenir des rameaux plagiotropes, des structures intermédiaires entre orthotropes et plagiotropes, enfin des orthotropes (BANCILHON, 1969).

Il s'agit, bien entendu, de faits relevés chez des *Phyllanthus* à rameaux dimorphes bien tranchés. La détermination plagiotrope n'existe évidemment pas chez les espèces entièrement orthotropes (niveau I). Elle a une autre origine chez celles où la plagiotropie tend à se généraliser sur tous les axes et que nous avons rangées dans la série évolutive B. Dans ce cas, le rôle organisateur vers la plagiotropie n'est pas dévolu au méristème orthotrope puisqu'il est lui-même touché par la transformation, mais à d'autres portions de la plante, peut-être à des actions cumulées de feuilles arrivées à un certain stade de fonctionnement.

A propos des feuilles, on peut dire qu'elles interviennent à des niveaux très divers du fonctionnement de l'individu et que, de plus, au cours de leur ontogénèse, l'activité qu'elles exercent peut être très différente voire même opposée (BANCILHON, 1969).

Ainsi, outre leur action sur la floraison dans la dynamique de laquelle intervient aussi le méristème du rameau plagiotrope (BANCILHON, 1969), on a pu constater (BANCILHON, 1972) leur rôle direct dans les processus de bilatéralisation. La symétrie bilatérale de l'appa-

reil vasculaire des rameaux plagiotropes de certains *Phyllanthus* (tels que *P. aeneus*, *P. urinaria*) est directement corrélée à l'action des feuilles portées par ces rameaux.

Cette constatation, en elle-même, permet de situer un des points d'impact qui permet le déroulement de certaines étapes de la phylogenèse. Connaissant cela, ne peut-on pas penser qu'une voie est ouverte permettant d'aller plus loin dans la compréhension du déterminisme de cette phylogenèse ? Ceci est d'autant plus concevable que chez d'autres *Phyllanthus* (*P. muellerianus*) qui ont atteint au niveau de leurs ramifications plagiotropes, du point de vue morphologique, une étape fort avancée des processus de foliarisation, les feuilles ne jouent aucun rôle détectable sur l'évolution bilatérale de leur système vasculaire.

Les feuilles déterminent aussi certains types d'orientation dans les processus biochimiques se produisant dans l'individu. On a pu déceler que les décoctions de feuilles de nombreuses espèces du genre présentent une activité au minimum bactériostatique (NOZERAN & HAÏCOUR, 1974), liée à la présence de deux substances possédant les caractéristiques des composés phénoliques, la mieux représentée appartenant au groupe des tannins ellagiques (HAÏCOUR, 1975). Une autre expérimentation faisant intervenir diverses cultures de tissus réalisées à partir de différents organes d'une plante et dont l'évolution est analysée au fil des repiquages et en liaison avec les conditions lumineuses dans lesquelles elles sont placées, a permis de conclure que l'élaboration des produits antibactériens détectés se produit en liaison avec la photosynthèse (HAÏCOUR, 1974). Les feuilles sont donc directement impliquées dans le phénomène mais, suivant le génotype de la plante, elles présentent vis-à-vis de celui-ci des possibilités diverses. Peut-être des substances de ce type ou d'autres intervenant dans d'autres propriétés de ces *Phyllanthus* pourraient-elles servir de marqueurs biochimiques pour caractériser des filiations ou des étapes dans les phénomènes phylogénétiques ?

Ce ne sont là, certes, que quelques informations mais elles montrent qu'il existe des perspectives pour aborder, d'une manière approfondie, l'analyse expérimentale comparée du déterminisme interne des formes de ces plantes qui conduira à comprendre les mécanismes de la phylogenèse.

Il faut aussi avoir bien présent à l'esprit que « le mouvement » interne de l'individu est modulé par le contexte écologique dans lequel il est placé. Nous avons souligné, lors de l'analyse des populations naturelles de *P. urinaria* (HAÏCOUR et al., 1982 ; L. ROSSIGNOL et al., 1984), combien les conditions de milieu jouaient un rôle au niveau, au moins, de l'évolution infraspécifique. Est-ce que l'action du milieu ne peut pas provoquer de plus grands changements ? On peut se poser la question d'autant plus que l'on sait obtenir, sous un conditionnement externe bien particulier, le passage à la plagiotropie chez l'axe principal orthotrope de *P. amarus* (ROSSIGNOL, inédit). Autrement dit, sous l'influence de certaines conditions extérieures, on peut, chez une plante construite comme les *Phyllanthus* du niveau d'organisation III 2 de la série A, provoquer un comportement morphogénétique du type de certaines espèces de la série B.

Certes, tout ce que nous venons de présenter sur l'architecture dans le genre *Phyllanthus* ne fait pas intervenir l'analyse du polymorphisme au niveau de l'inflorescence, de la fleur, et de ses constituants (en particulier du pollen), du fruit et de la graine.

Il faut mentionner à ce niveau qu'une étude faite dans ce genre par PUNT (1967) sur la morphologie du pollen a conduit cet auteur à distinguer deux séries morphologiques évolutives I et II. Or, il apparaît nettement, en particulier dans la première, que l'enchaînement établi ne correspond pas du tout à un enchaînement qui porterait sur des structures mor-

phologiques de l'appareil végétatif aérien. On peut aboutir exactement aux mêmes conclusions si au lieu de considérer la morphologie du pollen on se base sur d'autres caractères de l'appareil floral (androcée notamment, BANCILHON, 1971).

Autrement dit, si l'on compare dans l'ensemble du genre *Phyllanthus*, les niveaux d'évolution manifestés par chacune des tendances qui peuvent être définies pour l'appareil végétatif comme pour l'appareil floral, on constate que celles-ci manifestent un très grand dyschronisme.

BIBLIOGRAPHIE

- AIRY SHAW, H. K., 1980. — Notes on Euphorbiaceae from Indomalesia, Australia and the Pacific. *Kew Bull.* 35 : 383-399.
- BANCILHON, L., 1969. — Étude expérimentale de la morphogénèse et plus spécialement de la floraison d'un groupe de *Phyllanthus* (Euphorbiacées) à rameaux dimorphes. *Ann. Sci. Nat., Bot.*, Paris, 12^e série, 10 : 127-224.
- BANCILHON, L., 1971. — Contribution à l'étude taxonomique du genre *Phyllanthus* (Euphorbiacées). *Boissiera* 18 : 9-80.
- BANCILHON, L., 1972. — Action des feuilles sur le système vasculaire des rameaux plagiotropes au travers de quelques espèces de *Phyllanthus* à rameaux dimorphes. *Phytomorphology* 22 : 181-194.
- BRUNEL, J. F., 1975. — *Contribution à l'étude de quelques Phyllanthus africains et à la taxonomie du genre Phyllanthus L. (Euphorbiaceae)*. Thèse 3^e cycle, Université Louis Pasteur, Strasbourg, 154 p.
- BRUNEL, J. F., 1980. — Notes sur les Phyllanthoideae (Euphorbiaceae) ouest-africaines IV. — *Phyllanthus rouxii* sp. nov., un *Phyllanthus* hemicryptophyte à pivot radiculaire tubérisé. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 127, *Lettres Bot.* (5) : 483-491.
- BRUNEL, J. F. & ROUX, G., 1981a. — *Phyllanthus* subsect. *Odontadenii* au nord du fleuve Congo (Afrique de l'Ouest). *Willdenowia* 11 : 69-90.
- BRUNEL, J. F. & ROUX, G., 1981b. — *Phyllanthaceae* de Madagascar. I : à propos de deux *Phyllanthus* de la sous-section *Swartziani* Webster. *Adansonia*, sér. 2, 20 (4) : 393-403.
- BRUNEL, J. F. & ROUX, G., 1984. — *Phyllanthus* subsect. *Odontadenii* (Euphorbiaceae) au nord du fleuve Congo (Afrique de l'Ouest). Addenda. *Willdenowia* 14.
- BRUNEL, J. F. & ROUX, G. (sous presse). — Sur les *Phyllanthus* (Euphorbiaceae) affines de la section *Anisolobium* Müll. Arg. en Afrique intertropicale. *Willdenowia*.
- EMBERGER, L., 1960. — *Les végétaux vasculaires*. In CHADEFAUD & EMBERGER, *Traité de Botanique*, t. II, fasc. 1 et 2, Masson & C^{ie}, Paris.
- EMBERGER, L., 1971. — *Travaux de Botanique et d'Écologie choisis et présentés par les soins d'un groupe de ses amis et élèves à l'occasion de son jubilé scientifique*, Masson & C^{ie}, Paris.
- HAÏCOUR, R., 1974. — Comparaison chez *Phyllanthus urinaria* L. de l'activité antibactérienne des décoctions de diverses portions de la plante et de cultures de tissus qui en proviennent. *C. R. Acad. Sc. Paris* 278, sér. D : 3323-3325.
- HAÏCOUR, R., 1975. — Premiers éléments d'identification biochimique des principes antibactériens d'extraits du *Phyllanthus urinaria* L. *C. R. Acad. Sc. Paris* 280, sér. D : 1789-1792.
- HAÏCOUR, R., 1983. — La variabilité de la compatibilité génétique entre divers taxons de *Phyllanthus urinaria* L. (Euphorbiaceae) : Mise en évidence et perspectives ouvertes par son analyse. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 130, *Lettres bot.* (3) : 207-226.

- HAÏCOUR, R., 1984a. — Éléments d'analyse de la structure des populations et de l'évolution d'une espèce rudérale pantropicale, *Phyllanthus urinaria* L. (Euphorbiaceae). 1. Étude du polymorphisme de l'entité *P. urinaria* et premier essai de classification. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., 6, sect. B, *Adansonia*, n° 1 : 63-74.
- HAÏCOUR, R., 1984b. — Éléments d'analyse de la structure des populations et de l'évolution d'une espèce rudérale pantropicale, *Phyllanthus urinaria* L. (Euphorbiaceae). 2. Étude de la variation génétique et de sa traduction phénotypique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., 6, sect. B, *Adansonia*, n° 2 : 157-191.
- HAÏCOUR, R., ROSSIGNOL, L. & ROSSIGNOL M., 1982. — La sélection naturelle des formes par le climat chez diverses populations africaines de *Phyllanthus urinaria* (Euphorbiaceae). *Candollea* 37 : 177-201.
- HALLÉ, F., OLDEMAN, R. A. A. & TOMLINSON, P. B., 1978. — *Tropical trees and forest. An architectural analysis*. Berlin, Heidelberg, New York, Springer Verlag, 441 p.
- LISOWSKI, S., MALAISSE, F. & SYMOENS, J. J., 1974. — Sur la découverte d'un *Phyllanthus* aquatique des hauts plateaux du Shaba (Zaire). *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique* 107 : 199-202.
- MANGENOT, G., BANCILHON, L. & MANGENOT, S., 1977. — Caryologie du genre *Phyllanthus* (Euphorbiaceae, Phyllanthoideae). *Ann. Sc. Nat., Bot., Paris*, 12^e sér., 18 (1) : 71-116.
- NOZERAN, R. & HAÏCOUR, R., 1974. — Mise en évidence d'une activité antibactérienne chez des *Phyllanthus* (Euphorbiacées). *C. R. Acad. Sc. Paris* 278, sér. D : 3219-3222.
- NOZERAN R. & ESPAGNAC, H., 1975. — Quelques enseignements tirés de l'analyse de l'anatomie de *Selaginella myosurus* (Sw.) Alston. *Ann. Sc. Nat., Bot., Paris*, 12^e sér., 16 : 309-318.
- PAX, F. & HOFFMANN, K., 1931. — Euphorbiaceae. In ENGLER & PRANTL, *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, ed. 2, 19 c : 11-233, Engelmann, Leipzig.
- PUNT, W., 1967. — Pollen morphology of the genus *Phyllanthus* (Euphorbiaceae). *Rev. Palaeobot. Palynol.* 3 : 141-150.
- RAYNAL-ROQUES, A., 1981. — *Contribution à l'étude biomorphologique des Angiospermes aquatiques tropicales. Essai d'analyse de l'évolution*. Thèse de Doctorat d'État, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, vol. 1, 382 p.
- ROSSIGNOL, L., ROSSIGNOL, M., HAÏCOUR, R. & PIQUEPAILLE, P., 1984. — Le phénotype moyen des unités systématiques de la sous-section *Urinariae* du genre *Phyllanthus*. Les formes adaptatives et la notion d'écotype. *Canadian J. Bot.* 62 : 947-964.
- SMITH, A., 1981. — Notes on African Euphorbiaceae : IX. *Kew Bull.* 35 : 763-777.
- TRAN-HA, N. M. & BANCILHON, L., 1976. — Premières données sur le mode de reproduction des *Phyllanthus* (Euphorbiacées) découlant d'une étude cytogénétique comparée de six taxons du *P. odontadenius* Müll. Arg. à garnitures chromosomiques différentes ($2n = 12, 24, 28, 56$). *Rev. Cyt. Biol. Végét.* 39 : 201-234.
- TRAN-HA, N. M., BANCILHON, L. & BELLIARD, J., 1976. — Analyse morphologique et biométrique comparée de six taxons du *Phyllanthus odontadenius* Müll. Arg. à garnitures chromosomiques différentes ($2n = 12, 24, 28, 56$) et de leur descendance. *Rev. Gén. Bot.* 83 : 269-310.
- WEBSTER, G. L., 1956, 1957, 1958. — A monographic study of the West Indian species of *Phyllanthus*. *J. Arnold Arbor.* 37 : 91-122, 217-268, 340-359 ; 38 : 51-80, 170-198, 295-373 ; 39 : 49-100, 111-212.